

鸡爪草属的染色体及其系统位置*

杨 亲 二

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室, 北京 100093)

ON THE CHROMOSOMES OF *CALATHODES* (*RANUNCULACEAE*) AND ITS SYSTEMATIC POSITION

Yang Qin-er

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100093)

Abstract Investigated in this paper was the karyomorphology of *Calathodes oxycarpa* (Ranunculaceae). The resting nuclei and the prophase chromosomes were categorized to be complex chromocenter type and interstitial type respectively; the metaphase chromosomes were relatively large and belonged to Ranunculus-type (R type); the karyotype was formulated as $2n=16=8sm+8st(2sat)$. Based on the results, combined with the evidence from comparative morphology and palynology, the genus *Calathodes* is considered to be most closely related to *Trollius* and *Megaleranthis*. It is not reasonable to put them in different tribes or subfamilies.

Key words *Calathodes*; *C. oxycarpa*; Chromosome; Systematic position

摘要 本文研究了毛茛科鸡爪草 *Calathodes oxycarpa* 的核形态。其静止核和有丝分裂前期染色体分别属于复杂中央染色微粒型和中间型, 中期染色体属于 R 型, 核型公式为 $2n=16=8sm+8st(2sat)$ 。据此并结合有关资料, 讨论了鸡爪草属与毛茛科其它类群的亲缘关系, 认为鸡爪草属与金莲花属和特产于南朝鲜的 *Megaleranthis* 属是极为近缘的类群, 不宜将它们分开置于不同的族或亚科中。

关键词 鸡爪草属; 鸡爪草; 染色体; 系统位置

鸡爪草属 *Calathodes* Hook. f. et Thoms. 是毛茛科的一个小属, 有 3 个极为相近的种, 即黄花鸡爪草 *C. palmata*、鸡爪草 *C. oxycarpa* 和多果鸡爪草 *C. polycarpa* (王文采, 1989, 1980, 1979, 1974)。

Hooker f. 和 Thomson (1855) 建立鸡爪草属时, 根据该属植物的花没有花瓣与驴蹄草属 *Caltha* 相似, 叶子的分裂式样与金莲花属 *Trollius* 相近, 认为该属是驴蹄草属和金莲

* 国家自然科学基金资助的课题。

本文承蒙路安民教授审阅、修改, 汪小全、李良千、傅德志诸先生提出宝贵意见, 谨此致谢。

1994-06-07 收稿。

花属之间的过渡类型。以后的多数学者基本上都持相同的意见(王文采 1979; Buchheim, 1964; Janchen, 1949; Hutchinson, 1973, 1923)。有些学者如 Prantl (1888) 甚至曾把它归入金莲花属中作为一个组处理。Tamura (1966) 根据该属植物在胚珠着生方式和蓇葖果不开裂、不具细横脉等特征与特产于南朝鲜的 *Megaleranthis* 属相似, 认为鸡爪草属与它的关系较之于与金莲花属的关系更为密切。但实际上 *Megaleranthis* 属与金莲花属也是极为相近的。这个属发表 (Ohwi, 1935) 后不到两年, 其作者 Ohwi (1937) 本人就已将其并入金莲花属中。细胞学证据 (Lee *et al.*, 1985) 和花粉学证据 (Xi *et al.*, 1993; Lee *et al.*, 1992; Lee, 1990, 1989) 都支持这种观点。事实上, Tamura (1993; 1990) 在他最近的毛茛科系统中, 虽然没有明确论述这 3 个属之间的关系, 但他把鸡爪草属排列在驴蹄草属和金莲花属之间, 这表明他实际上已改变了他以前的观点 (在他 1966 年提出的系统中, 他把鸡爪草属排列于 *Hegemone* 属 (该属通常并入金莲花属) 和 *Megaleranthis* 之间)。

近年来, 有三位学者就鸡爪草属的系统位置提出与上述诸学者不同的意见, 并各持一家之言。张芝玉 (1982) 研究了鸡爪草属的染色体和花粉形态。她认为鸡爪草属的染色体属于较小的唐松草型 (*Thalictrum* 型, 简称 T 型), 并认为鸡爪草属植物的花粉外壁上具有条纹状纹饰是它的一个明显区别于金莲花亚科 *Helleboroideae* (*sensu* 王文采, 1979; Tamura, 1966) 其它成员的特征。据此她将该属从金莲花亚科的金莲花族 *Trollieae* (*sensu* 王文采, 1979) 独立出来建立一个新族——鸡爪草族 *Calathodeae* W. T. Wang *et* C. Y. Chang, 但她仍然认为该族是金莲花亚科的成员, 并提出了 T 型染色体可以在不同亚科中出现的观点。傅德志 (1990) 虽然承认鸡爪草族, 但不同意 T 型染色体可以在不同亚科中出现的观点。他同意 Langlet (1932) 的意见, 认为毛茛科的染色体可以明显分为较大的毛茛型 (*Ranunculus* 型, 简称 R 型) 和较小的 T 型, 并且前者为广义的毛茛亚科 *Ranunculoideae* (*sensu lato*) 最稳定的特征, 而后者为广义的唐松草亚科 *Thalictrioideae* (*sensu lato*) 最稳定的特征。据此, 他指出鸡爪草属既然具有 T 型染色体, 则理应从具 R 型染色体的金莲花亚科中转移到具 T 型染色体的唐松草亚科中, 而且鸡爪草属植物没有花瓣, 染色体基数 $x=8$ (该基数可能为毛茛科的原始基数)、花粉具三沟, 因此应是唐松草亚科中最原始的成员。Takhtajan (1987) 在其毛茛科系统中, 把金莲花属和鸡爪草属也置于不同的亚科中 (他对毛茛科的亚科的划分与 Tamura (1966) 和王文采 (1979) 的划分颇有区别), 只不过他是将鸡爪草属与银莲花属等类群归在一起组成 *Anemonoideae* 亚科。Takhtajan 没有申述他如此处理的理由。

本文作者等 (1993) 曾指出, 张芝玉和傅德志可能都忽略了日本学者 Kurita (1965) 对多果鸡爪草 *C. polycarpa* 的核型研究结果, 也忽略了前人对于金莲花属的花粉研究结果。Kurita 早在 1965 年就已研究了采自我国台湾的多果鸡爪草的核型, 发现该种的核型与金莲花属植物的核型没有本质区别, 因此他支持 Prantl 将该属并入金莲花属的处理。在张芝玉报道鸡爪草属的花粉形态以前, Kumazawa (1966)、Vishnu-Mittre 和 Sharma (1963) 已报道金莲花属的花粉外壁具条纹状纹饰, 因此, 张芝玉认为鸡爪草属的花粉因具条纹状纹饰而与金莲花亚科其他成员不同的论断是没有根据的。

考虑到在毛茛科中染色体对于确定属的系统位置极为重要 (Tamura, 1984; Gregory,

1941; Langlet, 1932), 我们对鸡爪草 *C. oxycarpa* 的染色体重新进行了研究, 证实了张芝玉发现其染色体数目为 $2n=16$ 的报道, 并首次分析了该种的核型, 指出了该种的染色体应属于 R 型而非 T 型, 与金莲花属和 *Megaleranthus* 的染色体极为相似。本文报道这一结果并进一步讨论了鸡爪草属的系统位置。

1 材料和方法

活植物采自云南省大理市苍山花甸坝海拔 2800 m 一带水沟边杂木林下, 移栽于中国科学院昆明植物研究所温室中。凭证标本: 杨亲二 025 (PE)。

取幼嫩根尖用 0.1% 秋水仙素溶液预处理 3 小时, 卡诺液 (冰醋酸: 纯酒精=1:3) 在低温下固定 30 分钟, 水洗后在 60℃ 恒温水浴中用 1 mol/L 盐酸解离 3 分钟, 1% 醋酸地衣红染色, 常规压片, 观察。

静止核和有丝分裂前期染色体的分类根据 Tanaka (1977, 1971) 的标准; 中期染色体核型分析按 Levan *et al.* (1964) 的方法进行; 核型不对称性程度根据 Stebbins (1971) 的标准划分, 分析时取 10 个染色体分散良好的细胞进行测量计算。

2 观察结果

在静止核中 (图版 1: 1), 异染色质形成很多染色很深的染色中央微粒 (又称染色中心) (chromocenter), 这些染色中央微粒又局部聚集成几个大的异固缩块 (heteropycnotic block), 其他区域染色不均匀但也较深。根据 Tanaka 的分类标准, 这种静止核属于复杂中央染色微粒型 (complex chromocenter type)。

在有丝分裂前期染色体上 (图版 1: 2), 异染色质片断和常染色质片断可以区分, 但分界不明显; 异染色质片断在染色体两臂的近基区、远区和中间区都有分布。按 Tanaka 的分类标准, 这种有丝分裂前期染色体属于中间型 (interstitial type)。

分裂中期染色体数目为 $2n=16$ (图版 1: 3, 4), 与张芝玉 (1982) 的报道一致。染色体绝对长度范围为 $5.78 \sim 4.05 \mu\text{m}$, 染色体组 ($n=8$) 总长度为 $40.00 \mu\text{m}$ 。染色体参数见表 1。第 6 对染色体短臂上具随体。核型公式为 $2n=16=8\text{sm}+8\text{st} (2\text{sat})$ 。核型类型属于 4A 型。本种的核型为首次报道。

表 1 鸡爪草的染色体参数
Table 1 The parameters of the chromosomes of *Calathodes oxycarpa*

Chromosome No.	RI+Rs (%)	Ar	Type
1	10.13+4.31	2.35	sm
2	10.13+4.20	2.41	sm
3	9.91+2.91	3.41	st
4	9.91+2.69	3.68	st
5	8.41+4.09	2.06	sm
6	9.16+2.59	3.54	st (sat)
7	8.62+2.80	3.08	st
8	7.33+2.80	2.62	sm

3 讨论

3.1 鸡爪草属的染色体类型。

1932 年, Langlet 对毛茛科的染色体进行了较为全面的研究, 发现毛茛科的染色体可以分为 2 种类型, 即豆状的、小型的唐松草型 (T 型) 和较大的毛茛型 (R 型), 据此并同时参考染色体基数和外部形态性状, 一反以前的学者主要根据外部形态性状如珠被的数目和相对长度、花的对称性程度、花瓣的有无、叶序以及果实类型等特征来对毛茛科进行科下系统划分的传统, 对毛茛科系统排列作了重大变革。他将毛茛科分为具有 T 型染色体的唐松草亚科和 R 型染色体的毛茛亚科; 两个亚科都含有具瘦果和蓇葖果的类型 (以前的学者通常将毛茛科分为具瘦果和一群和具蓇葖果的一群, Spach (1839)、Hutchinson (1973) 等学者甚至将这 2 群独立为科)。在 Langlet 以后, 一些学者如 Gregory (1941)、Kurita (1958)、Okada 和 Tamura (1979) 也对毛茛科的染色体进行了深入研究。其中 Okada 和 Tamura 对毛茛科 16 属共 33 种植物的静止核、有丝分裂前期染色体和中期染色体作了比较研究。他们发现 T 型和 R 型染色体至少就大小而言有时难以截然区分。例如, 毛茛属 *Ranunculus* 是一个典型的具 R 型染色体的属, 但其中有些多倍体种如 *R. sceleratus* 和 *R. nipponicus* 的染色体也很小, 与人字果属 *Dichocarpum* 和繸斗菜属 *Aquilegia* 的 T 型染色体在大小上没有明显区别。但它们同时也发现除染色体大小外, R 型和 T 型染色体可以根据与它们相对应的静止核和有丝分裂前期染色体的特征不同而明显区别开来, 即具 R 型染色体的植物的静止核和有丝分裂前期染色体在染色质的固缩、形态和分布等方面与具 T 型染色体的植物明显不同。在与 R 型相对应的静止核中, 可以观察到几个大的染色很深的异固缩块, 但这些异固缩块之间的界线不清楚, 因为细胞核的其它区域虽染色不均匀但也较深; 在与 T 型染色体相对应的静止核中, 可观观察到几个较小的异固缩块, 而且这些异固缩块之间的界线十分清楚, 因为细胞核的其他区域只是均匀地很浅着色。在与 R 型染色体相对应的前期染色体上, 异染色质片断在整条染色体上都有分布, 而且异染色质片断和常染色质片断的分界不明显; 在与 T 型染色体相对应的前期染色体上, 异染色质片断分布在两臂的近基区, 而且异染色质片断和常染色质片断的分界很明显。上述的 *R. sceleratus* 和 *R. nipponicus* 的中期染色体虽然与 *Dichocarpum* 属和 *Aquilegia* 属的 T 型染色体在大小上区别不明显, 但它们的静止核和有丝分裂前期染色体的特征明显有别。因此, Tamura (1984) 认为 R 型和 T 型染色体仍然是可以区分的; 染色体特征是探讨毛茛科系统进化最为重要的性状, 对于其亚科的划分具有极为重要的价值。事实上, 将毛茛科分为具 R 型和 T 型染色体的 2 群的处理也得到了植物化学证据的有力支持, 这两群植物所含的化学成分有明显的区别 (Ichinohe *et al.*, 1977; Ruijgrok, 1966)。从上述情况也可以看出, 在毛茛科中, 静止核和有丝分裂前期染色体特征对于探讨其类群的关系有时似乎比中期染色体更有价值。这种情形在兰科 (Tanaka, 1987; 1971)、木本多心皮类 (Okada, 1975; Okada *et al.*, 1975) 和其它一些类群 (Kurabayashi *et al.*, 1972) 也有报道。

鸡爪草的中期染色体的绝对长度范围为 $5.78 \sim 4.05 \mu\text{m}$, 染色体平均长度为 $5.00 \mu\text{m}$ 。从染色体绝对长度的范围来看, 鸡爪草的染色体与金莲花属的 *Trollius pulcher* 的染

色体 ($5.0 \sim 3.3 \mu\text{m}$) (Kurita, 1957)、短瓣金莲花 *T. ledebourii* 的染色体 ($4.9 \sim 3.1 \mu\text{m}$) (Kurita, 1960)、阿尔泰金莲花 *T. altaicus* 的染色体 ($6.1 \sim 4.1 \mu\text{m}$) (Kurita, 1965) 以及 *Megaleranthis* 的染色体 ($6.12 \pm 2.64 \sim 4.89 \pm 1.70 \mu\text{m}$) (Lee et al., 1985) 在大小上颇为接近, 其染色体平均长度比空茎驴蹄草 (*Caltha palustris* var. *barthei* = *C. fistulosa*) (Kurita, 1958) 的染色体平均长度 ($4.1 \mu\text{m}$) 要大。上述这些与鸡爪草相比较的种类的染色体都属于 R 型。

鸡爪草的静止核和有丝分裂前期染色体分别属于复杂中央染色微粒型和中间型, 它们在染色质的固缩、形态和分布等方面的特征完全属于与 R 型中期染色体相对应的类型。

根据上述事实, 鸡爪草属的染色体应属于 R 型。张芝玉 (1982) 把鸡爪草属的染色体归入 T 型, 以及推断 T 型染色体可以同时出现在毛茛科的不同亚科中出现的观点显然是不能接受的。

3.2 鸡爪草属与金莲花属和 *Megaleranthis* 属的关系

张芝玉 (1982) 将鸡爪草属从金莲花族中分出成立鸡爪草族, 主要有两点理由: (A) 认为鸡爪草族的染色体为 T 型。这一点上面已经指出, 显然属于观察错误。(B) 认为鸡爪草属植物的花粉外壁具条纹状纹饰, 而金莲花族乃至金莲花亚科的其它成员的花粉外壁具刺状纹饰。事实上, 金莲花属植物的花粉已有多次报道 (Xi et al., 1993; Lee et al. 1992; Clarke et al. 1991; Lee, 1990, 1989; Vishnu-Mittre 和 Sharma, 1963; Kumazawa, 1936) 都发现该属植物的花粉外壁纹饰为条纹状, 至今尚未见具刺状纹饰的报道。

综上所述, 显然, 张芝玉把鸡爪草属从金莲花族中独立出来的理由都不足为据。傅德志把鸡爪草属转移到唐松草亚科中去, 主要是根据鸡爪草属的染色体为 T 型的报道, 因此这种处理显然也不能接受。

事实上, 鸡爪草属、金莲花属以及特产于南朝鲜的 *Megaleranthis* 的染色体不但都属于 R 型, 而且它们的核型也很相似。它们的染色体基数都为 $x=8$, 染色体一般都属于 sm 和 st 类型, 其中有一对短壁上具随体的 st 染色体。Kurita (1965) 甚至指出, 鸡爪草属和金莲花属的核型没有本质区别, 因此他支持 Prantl 将鸡爪草属处理为金莲花属的一个组的观点。

在花粉形态上, 鸡爪草属、金莲花属和 *Megaleranthis* 也极为相似。它们的花粉都为 3 沟型, 外壁表面都具条纹状纹饰。

在毛茛科的很多类群中, 花粉萌发孔类型极为多变, 具不同萌发孔类型的花粉往往可以出现于同一属中, 甚至在同一种中有时也有不同萌发孔类型的花粉出现。这表明花粉萌发孔类型在毛茛科中表现出明显的趋同进化。这样, 除非我们讨论的类群的系统关系确实比较清楚, 否则我们很难根据花粉萌发孔类型来探讨它们之间的系统发育关系。相反, 花粉外壁纹饰在毛茛科中是相对稳定的, 该科大部分类群具有刺状或穿孔状纹饰 (Nowicke et al., 1982, 1981, 1979), 仅 *Helleborus* (Nowicke et al., 1984) 具有网状纹饰, 而鸡爪草属、金莲花属和 *Megaleranthis* 属则具有条纹状纹饰。

应当指出, 在毛茛目中, 外壁具条纹状纹饰的花粉还出现于小檗科的 *Epimedieae* 族 (包括 *Epimedium*、*Vancouveria*、*Jeffersonia* 等属), 尤其值得注意的是这种类型的花粉还

出现于狭义毛茛科的近缘科中,象 Hydrastidaceae (仅含 *Hydrastis* 一属)、Kingdoniaceae (仅含 *Kingdonia* 一属) 和 Circaesteraceae (仅含 *Circaester* 一属) (Keener, 1993; Tobe et al., 1985; Nowicke et al., 1982, 1981, 1979)。因此,就整个毛茛目的范围而言,外壁具条纹状纹饰也可能是由趋同演化造成的,并不一定能反映类群之间的真正的系统发育关系。也就是说,我们不能因为上述类群的花粉外壁纹饰都为条纹状而认为它们是密切联系的类群。相反,由于它们在其它性状上彼此区别很大,我们只能认为它们的花粉外壁具条纹状纹饰乃是由于趋同演化造成的 (Tobe et al., 1985)。但是,对于鸡爪草属、金莲花属、*Megaleranthis* 这 3 个属来说,因为它们在其他性状上极为相似,所以它们在花粉外壁纹饰上相似不可能是由于趋同演化造成的,而是因为它们来源于一个最近的共同祖先的结果。这正象小檗科的 Epimedieae 族的情况一样。实际上,在狭义的毛茛科中,目前仅在鸡爪草属、金莲花属和 *Megaleranthis* 3 属中发现外壁纹饰为条纹状的花粉。

Takhtajan (1987) 把毛茛科分为 6 个亚科,但其亚科的概念与 Tamura 的概念有很大区别。他把 *Caltha*、*Beesia*、*Calathodes* 和 *Megaleranthis* 归在一起组成 Caltheae 族,并将该族与 Anemoneae 族和 Clematideae 族一起置于 Anemonoideae 亚科中,而把金莲花属和 *Hegemone* 属 (该属通常并入金莲花属) 组成 Trollieae 族,与 Adonideae 族和 Ranunculeae 族一起置于 Ranunculoideae 亚科中。根据我们上面的分析,他将鸡爪草属、*Megaleranthis* 和金莲花属分开置于不同亚科中的处理显然是不能接受的。

至于驴蹄草属与鸡爪草属、金莲花属、*Megaleranthis* 属的关系问题,尚需进一步研究。席以珍等 (Xi et al., 1993) 通过对上述 4 属的花粉学研究,指出驴蹄草属的花粉外壁纹饰为小刺状,与其余 3 属不同,因而驴蹄草属可能应该另立为一族。在染色体特征上,虽然驴蹄草属的染色体也为 R 型,基数也为 $x=8$,但驴蹄草属的大部分种类都为多倍体,2 倍体极少报道 (Leoncini, 1952, 1951)。关于该属的可靠的核型资料尚少见报道,难以与其他属进行比较。因此,关于这个属的系统位置尚需进一步研究。它与鸡爪草属的关系似乎并不象 Hooker f. 和 Thomson (1855) 所认为的那样近缘。Hutchinson (1923) 曾指出该属可能与星果草属 *Asteropyrum* 较近缘。他的这种意见长期以来极少为人们注意。最近我们 (杨亲二等, 1994, 1993) 通过对星果草属的核型研究,发现 Hutchinson 的上述观点并非完全没有道理,值得进一步研究。

总之,现有的资料表明,鸡爪草属、金莲花属和 *Megaleranthis* 在毛茛科中是 3 个十分近缘的属,不应将它们分开置于不同的族或亚科中。

参 考 文 献

- 王文采. 1974. 中国毛茛科植物小志 (三). 植物分类学报, 12 (2): 155~180
王文采. 1979. *Calathodes*. 中国植物志, 第 27 卷. 北京: 科学出版社. 67~70
王文采. 1980. 中国毛茛科植物小志 (四). 东北林学院植物研究室汇刊, 8: 15~37
王文采. 1989. 中国植物区系中的一些间断现象. 植物研究, 9 (1): 1~16
张芝玉. 1982. 星果草属、独叶草属、鸡爪草属的染色体观察和系统位置的探讨. 植物分类学报, 20 (4): 402~409
杨亲二、龚洵、顾志建等. 1993. 云南五种毛茛科植物的核形态研究. 兼论星果草属和鸡爪草属的系统位置. 云南植物研究, 15 (2): 179~190
杨亲二、罗毅波、洪德元. 1994. 湖南 6 种毛茛科植物的核型研究. 广西植物, 14 (1): 27~36

- Buchheim G. 1964. Ranunculaceae. In: Melchior H ed. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Aufl. 12. Bd. I. Berlin: Gebruder Borntraeger
- Clarke G C S. Punt W. Hoen P P. 1991. The northwest European pollen flora. 51. Ranunculaceae. Rev Palaeobot Palynol. **49** (1~3): 117~149
- Fu D Z. 1990. Phylogenetic consideration on the subfamily Thalictrioideae (Ranunculaceae). Cathaya. **2**: 181~190
- Gregory W C. 1941. Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae Juss. Trans Amer Phil Soc. **31** (3): 443~497
- Hooker J D. Thomson T. 1855. Flora Indica. Vol. 1. London. 22
- Hutchinson J. 1923. Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants I. Kew Bull. **1923**: 65~89
- Hutchinson. J. 1973. The Families of Flowering Plants. Oxford: Clarendon Press
- Ichinohe Y. Tamura M. 1977. The characteristic components and phylogenetic relationships on genus *Aconitum* and its allies. Bull Dept Gen Educ. Coll Sci and Tech. Nihon Univ. **22**: 71~81
- Janchen E. 1949. Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. Denkschr Akad Wiss Wien Math Naturw Kl. **108** (4): 1~82
- Keener G S. 1993. A review of the classification of the genus (Ranunculaceae). Aliso. **13** (4): 551~558
- Kumazawa M. 1936. Pollen grain morphology in Ranunculaceae, Lardizabalaceae and Berberidaceae. Journ Jap Bot. **8** (1): 20~46
- Kurabayashi M. Lewis H. Raven P H. 1962. A comparative study of mitosis in the Onagraceae. Amer J Bot. **49**: 103~126
- Kurita M. 1957. Chromosome studies in Ranunculaceae VI. Karyotypes of six genera. Rep Biol Inst Ehime Univ. **3**: 9~15
- Kurita M. 1958. Chromosome studies in Ranunculaceae VII. Karyotype and phylogeny. Rep Biol Inst Ehime Univ. **5**: 1~11
- Kurita M. 1959. Chromosome studies in Ranunculaceae XI V. Karyotypes of several genera. Mem Ehime Univ. Sect II (Sci). **3** (2): 25~32
- Kurita M. 1960. Chromosome studies in Ranunculaceae X V I. Karyotypes of some species. Mem Ehime Univ. Sect I (Sci). Ser B (Biol). **4** (1): 59~66
- Kurita M. 1965. Chromosome studies in Ranunculaceae. X X III. Mem Ehime Univ. Sect II (Sci). Ser B (Biol). **5** (2): 11~17
- Langlet O. 1932. Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der Ranunculaceae. Svensk Bot Tidskr. **26** (1~2): 381~400
- Lee S T. 1989. Palynological evidence for the relationships between *Megaleranthis saniculifolia* and *Trollius* species. Pollen et Spores. **31** (3~4): 173~185
- Lee S T. 1990. On the taxonomic position of *Trollius chosensis* Ohwi (Ranunculaceae). Kor J Plant Tax. **20** (1): 1~8
- Lee S T. Blackmore S. 1992. A palynotaxonomic study of the genus *Trollius* (Ranunculaceae). Grana. **31**: 81~100
- Lee Y N. Yeau S H. 1985. Taxonomic characters of *Megaleranthis saniculifolia* Ohwi (Ranunculaceae). Kor J Plant Tax. **15** (3): 127~131
- Leoncini M L. 1951. Biotipi cariologici e sistematici di *Caltha* in Italia. Caryologia. **3** (3): 336~349
- Leoncini M L. 1952. Nuove osservazioni cariologiche sul gen. *Caltha*. Caryologia. **4** (3): 367~371
- Levan A. Fredga K. Sandberg A A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas. **52**: 201~220
- Nowicke J W. Skvarla J J. 1981. Pollen morphology and phylogenetic relationships of the Berberidaceae. Smithsonian Cont Bot. **50**: 1~83
- Nowicke J W. Skvarla J J. 1982. Pollen morphology and the relationships of *Circaeaster*. of *Kingdonia*. and of *Sargentodoxa* to the Ranunculales. Amer J Bot. **69**: 990~998
- Nowicke J W. Skvarla J J. 1983. A palynological study of the genus *Helleborus* (Ranunculaceae. Grana. **22** (3): 129~140

- Ohwi J. 1935. *Megaleranthis*, genus novum Ranunculacearum. Acta Phytotax Geobot. **4** (3): 130~131
- Ohwi J. 1937. Corrigenda graviora ad "Symbolae ad Floram Asiae Orientalis. Plantae novae Japonicae". etc. Acta Phytotax Geobot. **6** (3): 151
- Okada H. 1975. Karyomorphological studies of woody Polycarpicae. Journ Sci Hiroshima Univ. Ser B. Div 2 (Botany). **15** (2): 115~200
- Okada H. Tamura M. 1979. Karyomorphology and relationship on the Ranunculaceae. J Jap Bot. **54**: 65~77
- Okada H. Tanaka R. 1975. Karyological studies in some species of Lauraceae. Taxon. **24**: 271~280
- Prantl K. 1888. Beitrage zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Bot Jahrb. **9**: 225~273
- Ruijgrok H W L. 1966. The distribution of ranunculin and cyanogenetic compounds in the Ranunculaceae. In: Swain T ed. Comparative phytochemistry. London and New York: Academic Press
- Spach E. 1839. Histoire naturelle de vegetaux. Phanerogames 7. Roret, Paris
- Stebbins G L. 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold
- Takhtajan A 1987. Systema Magnoliophytorum. Leningrad: Officina Editoria "Nauka". Sectio Leninopolitana
- Tamura M. 1966. Morphology, ecology and Phylogeny of the Ranunculaceae VI. Sci Rep Osaka Univ. **15** (1): 13~35
- Tamura. M. 1984. Phylogenetical consideratio on the Ranunculaceae. Kor J Plant Tax. **14** (1): 33~42
- Tamura. M. 1990. A new classification of the family Ranunculaceae 1. Acta Phytotax Geobot. **41**: 93~101
- Tamura M. 1993: Ranunculaceae. In: Kubitzki K ed. The Families and Genera of Vascular Plants. Berlin: Springer-Verlag
- Tanaka R. 1971. Types of resting nuclei in Orchidaceae. Bot Mag (Tokyo). **84** (993): 118~122
- Tanaka. R. 1977. Recet karyotype studies. In: Okawa K *et al.* eds. Plant Cytology. Tokyo: Asakura Shoten
- Tanaka. R. 1987. The karyotype theory and wide crossing as an example in Orchidaceae. In: Hong ed. Plant Chromosome Research. Hiroshima: Nishiki Print CO
- Tobe H, Keating R C. 1985. The morphology and anatomy of *Hydrastis* (Ranunculaceae): systematic evaluation of the genus. Bot Mag (Tokyo). **98** (1051): 291~316
- Vishnu-Mittre. Sharma B D. 1963. Studies of Indian pollen grains 2. Ranunculaceae. Pollen et Spores. **5** (2): 285~296
- Xi Y Z. Ning J C and Fu X P. 1993. Pollen morphology of the tribe Trollieae and its taxonomic significance. Cathaya. **5**: 115~130

图版说明 Explanation of plate

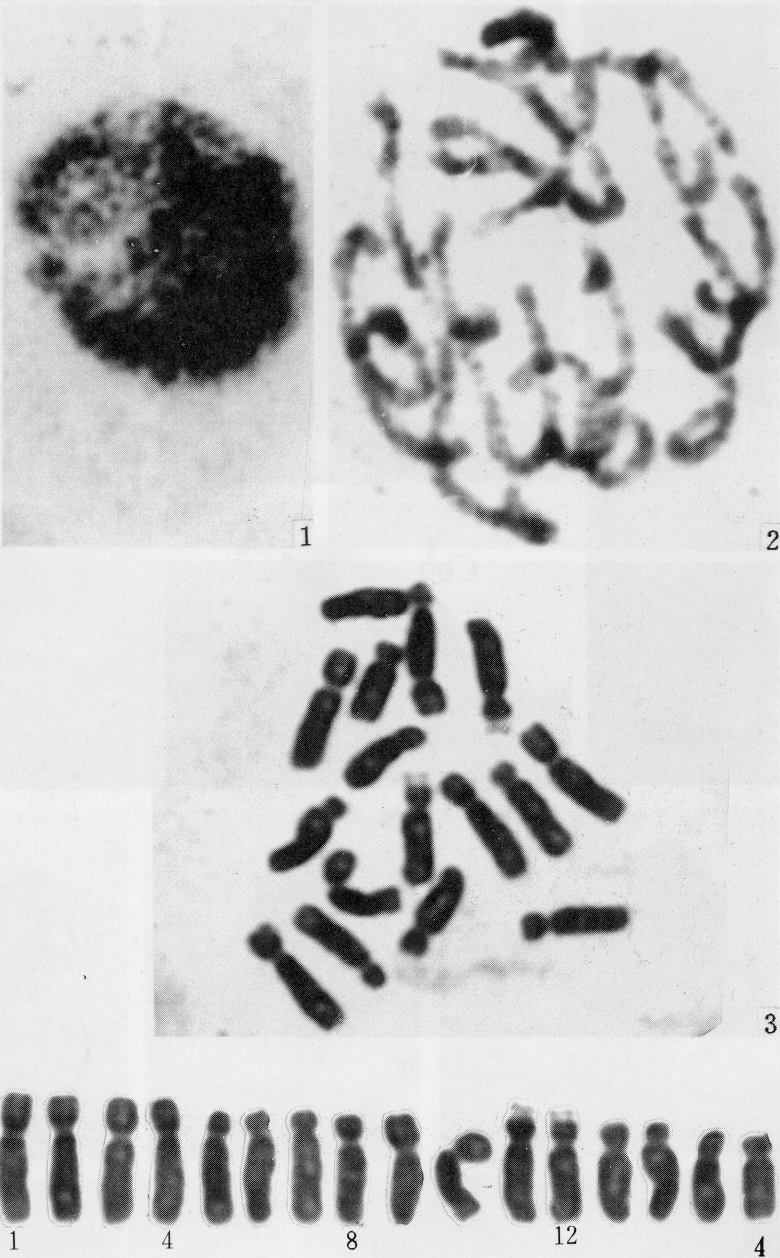
Plate 1 Photomicrographs of chromosomes in *Calathodes oxycarpa* (all $\times 2900$) 1. resting stage; 2. prophae; 3. metaphae; 4. karyotype

杨亲二：鸡爪草属的染色体及其系统位置

图版 1

Yang Qin-er: On the Chromosomes of *Calathodes* (Ranunculaceae) and Its Systematic Position

Plate 1



See explanation at the end of text